

¿EXISTEN MIGRACIONES VERTICALES EN EL ZOOPLANCTON DE LA LAGUNA DE LOS PADRES?

P. V. WEIGAND Y A. H. ESCALANTE

Laboratorio de Limnología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina
pweigand@mdp.edu.ar : aescalan@mdp.edu.ar

ABSTRACT. Diel vertical migration is a widely studied phenomenon occurring specially in marine and well stratified continental systems. The aim of this work was to study the spatial distribution of zooplankters in a «pampasic» shallow lake and to look for the existence of vertical migration. During summer 2002, replicated samples were taken during two 24 h-intervals in the pelagic zone, using the 12 L Schindler-Patalas trap. Twenty-nine taxa were registered, corresponding 23 to Rotifera, 4 to Cladocera and 2 to Copepoda. The three groups considered in this work were generally located deeper when the water transparency was the highest. Maximum and minimum depths of residence were registered during light and dark hours, respectively. This probably indicates that changes in light could induce zooplankton movements. Although the vertical pattern observed in zooplankton populations from Los Padres Lake was similar to that of stratified lakes, with an ascending movement of individuals at dusk and a descending movement at dawn, it was not as pronounced as in deeper lakes. In order to obtain an explanation of the observed pattern, future work should deal with the description of spatial and temporal changes in abundance and availability of the resources.

Keywords: zooplankton, vertical distribution, shallow lake.

Palabras clave: zooplankton, distribución vertical, lago somero.

INTRODUCCIÓN

Los hábitats acuáticos contienen numerosas especies en suspensión que, influenciadas por una gran variedad de factores bióticos y abióticos, pueden producir cambios en la estructura y distribución de sus comunidades (Pinel-Alloul *et al.*, 1988; Neill, 1992).

Dado que los ambientes acuáticos presentan, en general, gran dimensión vertical no es sorprendente que muchas especies pelágicas los exploten, desplazándose a lo largo de la columna de agua, valiéndose de las variables ambientales para sincronizar su movimiento, a veces de manera rítmica, comportamiento que se conoce con el nombre de migración vertical (Barnes y Mann, 1994; Wetzel, 2001).

Este comportamiento ha sido bien estudiado en ambientes marinos y continentales, principalmente en lagos estratificados (Lampert, 1989; Ramos-Jiliberto y Zúñiga, 2001), menos estudiado en lagos pocos profundos (De Stasio, 1993; Gilbert y Hampton, 2001), y muy poco estudiado en aguas someras de circulación perma-

nente como las lagunas pampásicas.

La mayor parte de las investigaciones relacionadas con la localización de individuos en la columna de agua se han llevado a cabo con Cladóceros y Copépodos (Ramos-Filiberto *et al.*, 2004) y en menor proporción con Rotíferos (Armengol y Miracle, 2000; Grzegorz *et al.*, 2006). La distribución vertical y amplitud de desplazamiento varía no sólo entre especies sino dentro de una misma especie según el tamaño o estado de desarrollo (Sekino y Yamamura, 1999) y es afectada por factores tales como luz, temperatura, disponibilidad de alimento y riesgo de predación (Lampert, 1993; Hays, 2003).

Probablemente el factor que más afecte el movimiento vertical sea el cambio relativo en la intensidad de la luz (Ringelberg y Flik, 1994). La extensión de la migración dependería, en gran medida, de la transparencia del agua. A mayor penetración lumínica en la columna de agua, mayor sería la profundidad alcanzada por los organismos migradores durante el día (Dodson, 1990).

Por su parte, Zaret y Suffern (1976) y Lampert (1993) opinan que la mortalidad

por predación dependiente de la luz parecería tener un rol importante entre los crustáceos, dado que su tamaño y pigmentación los hace más conspicuos, mientras que las hipótesis basadas en ventajas metabólico-demográficas (Lampert *et al.*, 1988) o en aspectos relacionados con estrategias de alimentación (Williamson *et al.*, 1996) podrían tener roles secundarios entre los crustáceos y ser de importancia para explicar patrones de migración en los rotíferos (Armengol y Miracle, 2000).

Hays *et al.* (2001) consideran que la condición corporal de cada zooplanctonte es también factor determinante del movimiento vertical diario que exhibe. Individuos con mayor reserva energética tenderían a permanecer en profundidad, sin necesidad de alimentarse en superficie, hasta que sus reservas lipídicas se agoten y sea necesario iniciar la migración.

Como puede observarse son numerosas las hipótesis postuladas para explicar este comportamiento (Hays, 2003).

El conocimiento de la distribución vertical, movimiento y abundancia de zoopláncteres es esencial para comprender el funcionamiento del ecosistema. Es por ello que el objetivo del presente trabajo consistió en determinar si en una laguna «pampásica», de circulación continua y escasa profundidad, como es el caso de la Laguna de Los Padres, existen patrones de movimiento vertical en el zooplancton.

MATERIALES Y MÉTODOS

La Laguna de Los Padres (37° 56' 30" S, 57° 44' 30" W) posee un área total de 2,16 km² y una profundidad media de 1,24 m (Pozzobon y Tell, 1995). Es un lago somero de la Pampasia bonaerense, de carácter permanente, con circulación de la columna de agua durante todo el año y sin estratificación térmica ni química (Ringuelet *et al.*, 1967; Ringuelet, 1972).

En el verano de 2002 se llevaron a cabo muestreos estratificados de zooplancton (original y réplica) cada 0,30 m con una trampa de Schindler-Patalas de 12 litros en aguas abiertas de la laguna hasta los 2,10 m de profundidad (Figura 1), durante dos días no consecutivos una hora antes y una hora después del atardecer, a medianoche, una hora antes y una hora después del amanecer y al mediodía (Rin-

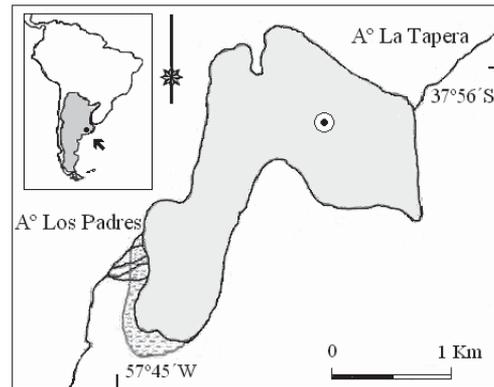


Figura 1. Laguna de Los Padres: ubicación del sitio de muestreo.

gelberg, 1995), indicado en las figuras con las letras A, B, C, D, E y F, respectivamente. Se midieron *in situ* profundidad, transparencia (disco de Secchi), temperatura del agua y pH.

En el laboratorio se procedió a la identificación taxonómica de los zooplanc-tones y al conteo de alicuotas en cámaras Sedgwick-Rafter bajo microscopio binocular Olympus CH 30. Se analizó la composición específica y se calculó su riqueza específica y su abundancia (Ind L⁻¹; José de Paggi y Paggi, 1995).

Se aplicó el índice de dominancia de Berger-Parker (no paramétrico), para cada profundidad en los distintos horarios (Moreno, 2001).

A partir de los datos de abundancia se calculó la profundidad media de residencia (PMR) y la amplitud de movimiento como la diferencia entre el máximo y mínimo valor de PMR a lo largo del ciclo diario (Bollens y Frost, 1992; Armengol y Miracle, 2000; Ramos-Jiliberto *et al.*, 2004).

Con el propósito de determinar la existencia o no de diferencias en la distribución de los grupos zooplanctónicos en la columna de agua, se aplicó para cada horario de muestreo y el siguiente el test de Chi-cuadrado (X²) para los datos de abundancia a cada profundidad (Zar, 1984).

RESULTADOS

En cuanto a los parámetros limnológicos estimados en la Laguna de Los Padres se observó que la temperatura fue mayor y la transparencia del agua fue menor durante el primer día de muestreo

| | Día 1 | Día 2 |
|-------------------|-------------|-------------|
| Temperatura (°C) | 20.35 ± 0.5 | 13.6 ± 0.01 |
| Transparencia (m) | 0.38 ± 0.04 | 0.7 ± 0 |
| pH | 8.5 ± 0 | 8.6 ± 0 |
| Profundidad (m) | 2.10 ± 0 | 2.10 ± 0 |

Tabla 1. Valores promedio ± desvío estándar de los parámetros limnológicos registrados en la Laguna de Los Padres.

(Tabla 1). Si bien los dos ciclos diarios estudiados correspondieron al verano, la ocurrencia de un período prolongado de lluvias entre ambos días de muestreo provocó un descenso marcado de la temperatura en el segundo.

En total se hallaron 26 taxa (Tabla 2),

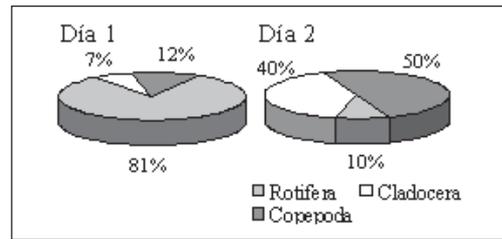


Figura 2. Composición porcentual de los grupos zooplanctónicos de la Laguna de Los Padres.

correspondiendo 20 a Rotifera (76,9%), 4 a Cladocera (15,4%) y 2 a Copepoda (7,7%).

Día 1

Se registró la mayor densidad de individuos de los tres grupos analizados (Fi-

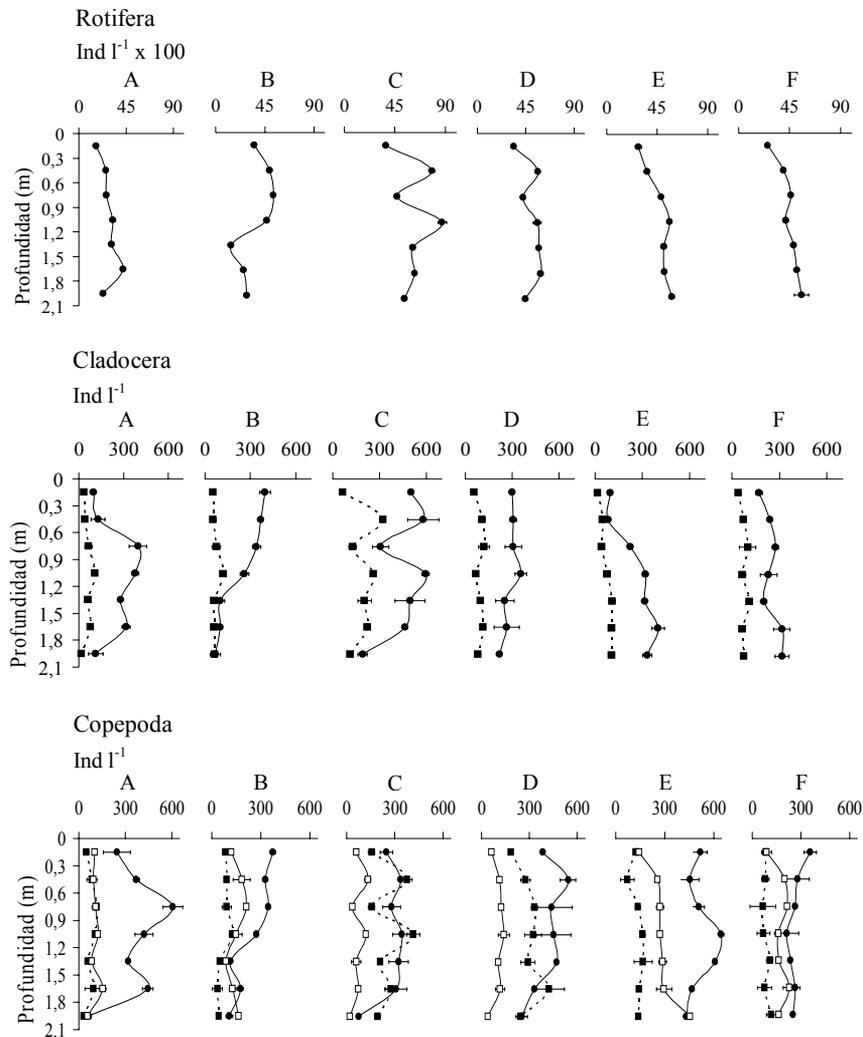


Figura 3. Distribución vertical de los tres grupos zooplanctónicos en la Laguna de Los Padres durante el día 1 (las barras horizontales indican el desvío estándar). Adulto (●) - juvenil (■) - copepodito (■) - nauplii (□). Los horarios de muestreo se indican: A) antes y B) después del atardecer - C) medianoche - D) antes y E) después del amanecer - F) mediodía.

| Taxa | Día de muestreo | | Taxa | Día de muestreo | |
|-------------------------------------|-----------------|---|------------------------------------|-----------------|---|
| | 1 | 2 | | 1 | 2 |
| ROTIFERA | | | | | |
| Monogononta | | | <i>Lecane</i> (Hemimonestyla) sp. | | * |
| <i>Brachionus calyciflorus</i> | * | * | <i>Lecane</i> (Monostyla) sp. | * | * |
| <i>B. caudatus</i> sp. ₁ | * | * | <i>Lecane</i> sp. | * | * |
| <i>B. caudatus</i> sp. ₂ | * | * | <i>Testudinella patina</i> | | * |
| <i>B. havaneansis</i> | * | * | <i>Trichocerca</i> sp. | * | * |
| <i>B. urceolaris</i> | * | | <i>Digononta</i> (no determinados) | * | * |
| <i>Cephalodella</i> sp. | | * | CLADOCERA | | |
| <i>Conochilus</i> sp. | | * | <i>Alona</i> sp. | | * |
| <i>Epiphanes macrourus</i> | | * | <i>Bosmina</i> (Neobosmina) | | |
| <i>Filinia longiseta</i> | * | * | <i>huaronensis</i> | * | * |
| <i>Keratella americana</i> | * | * | <i>Ceriodaphnia dubia</i> | * | * |
| <i>K. quadrata</i> | * | * | <i>Diaphanosoma birgei</i> | * | * |
| <i>K. tropica</i> | * | * | COPEPODA | | |
| <i>Lepadella ovalis</i> | | * | <i>Acanthocyclops</i> sp. | * | * |
| <i>L. patella</i> | | * | <i>Notodiaptomus incompositus</i> | * | * |

Tabla 2. Taxa registrados en el zooplancton de la Laguna de Los Padres.

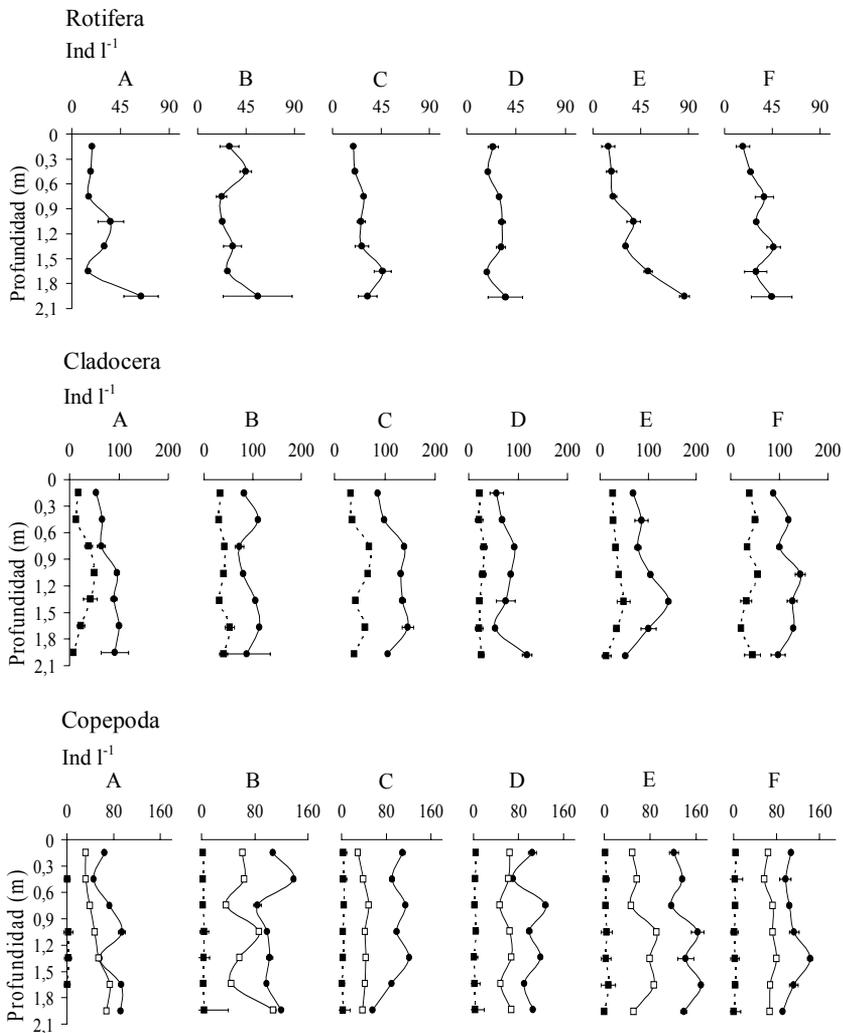


Figura 4. Distribución vertical de los tres grupos zooplanctónicos en la Laguna de Los Padres durante el día 2 (las barras horizontales indican el desvío estándar). Adulto (●) - juvenil (■) - copepodito (▣) - nauplii (□). Los horarios de muestreo se indican: A) antes y B) después del atardecer - C) medianoche - D) antes y E) después del amanecer - F) mediodía.

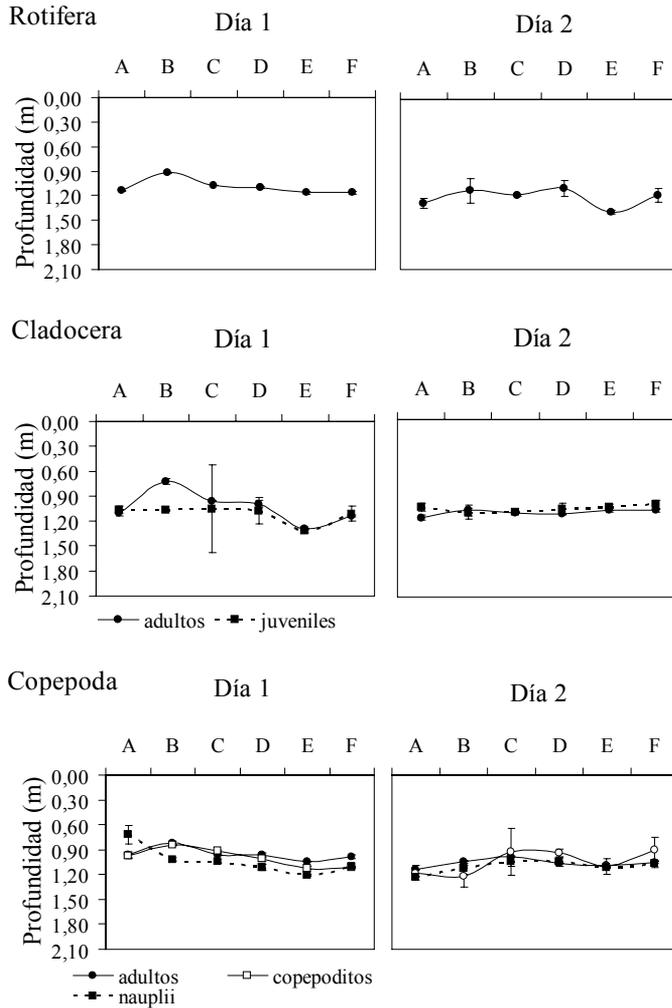


Figura 5. Profundidad media de residencia (PMR) de los grupos zooplanctónicos en la Laguna de Los Padres (las barras verticales indican el desvío estándar). Los horarios de muestreo se indican: A) antes y B) después del atardecer - C) medianoche - D) antes y E) después del amanecer - F) mediodía.

gura 2), predominando los rotíferos con *Brachionus havanaensis* como especie dominante (ID $0,98 \pm 0,01$). La mayor densidad de los 20 taxa de rotíferos (8732 ± 388 Ind L^{-1}) se observó a medianoche entre 0,9 y 1,20m (Figura 3); la máxima PMR registrada fue $1,16 \pm 0,02m$ después del amanecer y la mínima $0,92 \pm 0m$ después del atardecer (Figuras 5 y 6).

La mayor densidad de ejemplares juveniles (324 ± 100 Ind L^{-1}) y adultos (596 ± 24 Ind L^{-1}) de las 3 especies de cladóceros se encontró también a medianoche entre 0,30 y 0,60m y entre 0,9 y 1,20m, respectivamente (Figura 3). Para los adultos la máxima PMR resultó $1,29 \pm 0m$ después del amanecer y la mínima $0,73 \pm 0,01m$ una hora después del atardecer (amplitud

$0,56 \pm 0,06m$). Entre los juveniles la máxima PMR fue $1,32 \pm 0,02m$ después del amanecer y la mínima $1,05 \pm 0,04m$ a medianoche (amplitud $0,27 \pm 0,01m$; Figuras 5 y 6).

Por su parte, la mayor densidad de copépodos adultos (644 ± 20 Ind L^{-1}) y copepoditos (168 ± 24 Ind L^{-1}) se detectó después del amanecer entre 0,9 y 1,20m y entre 1,20 y 1,50m, respectivamente. La mayor densidad de larvas nauplii (456 ± 16 Ind L^{-1}) se registró después del atardecer entre 1,80 y 2,10m (Figura 3). Entre los adultos la máxima PMR fue $1,04 \pm 0m$ después del amanecer y la mínima $0,82 \pm 0,02m$ después del atardecer (amplitud $0,22 \pm 0,01m$). Los copepoditos tuvieron su máxima PMR en horarios de luz (me-

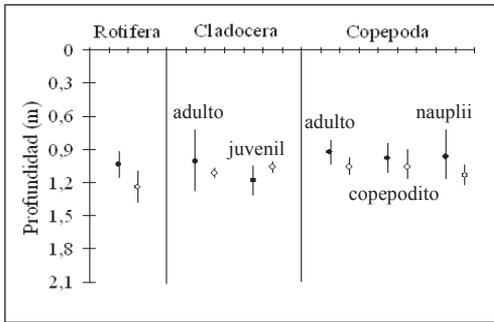


Figura 6. Amplitud de movimiento de los tres grupos zooplanctónicos en la Laguna de Los Padres. Día 1 (●) y Día 2 (○).

diodia y después del amanecer) con $1,12 \pm 0,0$ m y la mínima $0,9 \pm 0,01$ m después del atardecer. La máxima PMR en larvas nauplii resultó $1,21 \pm 0,01$ m antes del amanecer y la mínima $0,71 \pm 0,11$ m después del atardecer, siendo las que mayor amplitud de movimiento mostraron ($0,50 \pm 0,04$ m; Figuras 5 y 6).

Día 2

La mayor densidad correspondió a microcrustáceos (Figura 2) con dominancia de *Diaphanosoma birgei* ($0,94 \pm 0,04$) entre los cladóceros y *Notodiptomus incompositus* ($0,78 \pm 0,01$) entre los copépodos pelágicos.

En los rotíferos, la mayor densidad ($86,4 \pm 6,4$ Ind L^{-1}) se observó después del amanecer entre 1,80 y 2,10 m (Figura 4); la mayor diferencia en los valores de PMR se registró entre los muestreos llevados a cabo una hora antes ($1,10 \pm 0,09$ m) y una hora después del amanecer ($1,39 \pm 0,03$ m; Figuras 5 y 6).

La mayor densidad de ejemplares juveniles ($68,8 \pm 3,2$ Ind L^{-1}) y adultos ($145,6 \pm 6,4$ Ind L^{-1}) de las 4 especies de cladóceros se encontró a medianoche entre 1,50 y 1,80 m y entre 0,60 y 0,90 m, respectivamente (Figura 4). La amplitud de movimiento promedio de los cladóceros resultó de sólo $0,09 \pm 0,01$ m tanto en adultos como en juveniles (Figuras 5 y 6).

Por su parte, la mayor densidad de copépodos adultos ($168,8 \pm 0,8$ Ind L^{-1}), copepoditos ($7,2 \pm 2,4$ Ind L^{-1}) y larvas nauplii ($91,2 \pm 9,6$ Ind L^{-1}) se detectó después del amanecer entre 1,50 y 1,80 m para adultos y copepoditos, y entre 0,9 y 1,2 m para larvas nauplii. (Figura 4). Entre los copépodos adultos la máxima PMR resultó

$1,14 \pm 0,04$ m antes del atardecer y la mínima $0,98 \pm 0$ m a medianoche (amplitud $0,26 \pm 0,02$ m). En los copepoditos la máxima PMR resultó $1,22 \pm 0$ m después del atardecer y la mínima $0,9 \pm 0$ m al mediodía, siendo los que presentaron mayor amplitud de movimiento ($0,32 \pm 0$ m). Por su parte, para las larvas nauplii la máxima PMR resultó $1,23 \pm 0,01$ m antes del atardecer y la mínima $1,04 \pm 0,06$ m a medianoche (amplitud $0,19 \pm 0,03$ m; Figuras 5 y 6).

En síntesis, los rotíferos y microcrustáceos analizados fueron encontrados a lo largo de todo el perfil vertical durante ambos ciclos diarios muestreados con diferencias estadísticamente significativas en su distribución en los diferentes horarios de muestreo (X^2 , $p < 0,05$). Con respecto a la abundancia zooplanctónica, los rotíferos fueron dominantes el día 1, con una densidad máxima cuatro veces mayor que la de los microcrustáceos. Durante el día 2 en cambio, predominaron los copépodos y cladóceros aunque con una densidad máxima muy inferior a la de los rotíferos del día 1 (Figuras 3 y 4).

DISCUSIÓN

Si bien en ambientes acuáticos someros y con circulación continua los estudios sobre migraciones verticales diarias son prácticamente nulos, existen algunos registros en cuerpos de agua poco profundos con leve estratificación térmica (De Stasio, 1993; Gilbert y Hampton, 2001).

Las hipótesis para explicar dicho comportamiento son numerosas (Hays, 2003). Entre ellas la más apoyada es la de evasión de predadores (Lampert, 1993; De Meester *et al.*, 1999). En el Lago Gatun (Panamá) y Laguna Fuller (Connecticut), ambos de escasa profundidad, Zaret y Suffern (1976) confirmaron la existencia de migraciones verticales diarias en el zooplancton, como mecanismo para evadir la predación por vertebrados, independientemente de la falta de estratificación.

En la Laguna de Los Padres se descartó la presión de predación por peces como posible factor influyente en los movimientos verticales del zooplancton, debido a una mortandad masiva ocurrida a menos de dos meses antes de los muestreos.

Gilbert y Hampton (2001) señalaron que en una laguna poco profunda de

Vermont (Jonson Pond, EE.UU.) ciertos predadores invertebrados (larvas de insectos y copépodos cyclopoida) pueden provocar migraciones verticales diarias en el zooplancton. Si bien no fue contemplado en el presente estudio, durante los dos días muestreados en la Laguna de Los Padres se registró la presencia de unos pocos individuos de *Acanthocyclops* sp. (7 y 2 Ind L⁻¹ el día 1 y 2, respectivamente).

Por otra parte, la transparencia del agua resulta un factor de gran importancia en la estructuración del zooplancton en cuerpos de agua de escasa profundidad (Cottenie y De Meester, 2003). De acuerdo con Han y Straškraba (2001), el grado de transparencia modifica el movimiento vertical del zooplancton en la columna de agua, migrando a más velocidad en aguas claras con bajo coeficiente de atenuación. Ringelberg (1995) y Richards *et al.* (1996) consideran que el cambio relativo en la intensidad de la luz es el principal estímulo para el inicio y fin de la migración, dependiendo de las condiciones climáticas y de la turbidez del agua.

Coincidentemente, en la Laguna de Los Padres la menor profundidad alcanzada por la mayoría de los zoopláncteres ocurrió en horas de oscuridad y la mayor en horas de luz. La variación en la intensidad de la luz podría explicar en cierta forma la mayor profundidad alcanzada por los zoopláncteres en la Laguna de Los Padres el día con mayor transparencia del agua, a fin de evadir los estratos de mayor penetración lumínica.

En este ambiente la distribución de los rotíferos, cladóceros y copépodos en el perfil vertical estaría relacionada con la transparencia del agua, siguiendo el patrón propuesto por Dodson *et al.* (1997): a mayor penetración lumínica mayor profundidad alcanzada durante las horas de luz.

Los cladóceros mostraron menor desplazamiento en sentido vertical el día de menor temperatura, por lo que ésta también podría actuar como factor limitante de las migraciones en cladóceros, como señalaron Calaban y Makarewicz (1982).

La dominancia de rotíferos en la laguna ocurrió el día de mayor temperatura y menor transparencia del agua. Dippolito (1988) y Gabellone *et al.* (2000) sostienen que el comportamiento de los rotíferos está ligado a condiciones de eutrofia, disponibilidad de alimento y temperatura, entre

otras variables, siendo quizás la temperatura el factor más importante en la determinación de la tasa reproductiva de muchas especies planctónicas (Allan y Goulden, 1980).

De Meester *et al.* (1999) señalan que la amplitud de los movimientos verticales del zooplancton varía entre menos de un metro hasta más de 10 metros en lagos profundos. Si bien la Laguna de Los Padres es un cuerpo de agua de escasa profundidad y circulación permanente, el zooplancton se hace más abundante a una u otra profundidad durante un ciclo diario, aunque sin desaparecer por completo de ningún estrato de la columna de agua como suele ocurrir en lagos estratificados.

Este trabajo constituye el primer aporte al conocimiento de la distribución vertical del zooplancton en la zona pelágica de la Laguna de Los Padres. Sin embargo, quedan pendientes estudios futuros orientados a analizar la distribución horizontal del zooplancton y determinar los factores que inducen sus movimientos verticales, como pueden ser condición reproductiva o disponibilidad de alimento.

AGRADECIMIENTOS

A A. Licciardo por su valiosa asistencia técnica en el campo y en el laboratorio. A H. Vittorio por su colaboración en los muestreos.

BIBLIOGRAFÍA

- Allan, J. D. y C. E. Goulden. 1980. Some aspects of reproductive variation among freshwater zooplankton. En: W. C. Kerfoot (Ed.) Evolution and ecology of zooplankton communities. University Press of New England, Hanover, 789 pp.
- Armengol, X. y M. R. Miracle. 2000. Diel vertical movements of zooplankton in La Cruz (Cuenca, Spain). *Journal of Plankton Research*, 22 (9): 1683-1703.
- Barnes, R. S. K. y K. H. Mann. 1994. Fundamentals of aquatic ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 270 pp.
- Bollens, S. M. y B. W. Frost. 1992. Variability of diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Pseudocalanus newmani* in relation to its predators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 1137-1141.
- Calaban, M. J. y J. C. Makarewicz. 1982. The effects of temperature and density on the amplitude of vertical migration of *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, 27 (2): 262-271.
- Cottenie, K. y L. De Meester. 2003. Connectivity and cladoceran species richness in a metacommunity

- of shallow lakes. *Freshwater Biology*, 48: 823-832.
- De Meester, L., P. Dawidowicz, E. Van Gool y C. J. Loose.** 1999. Ecology and evolution of predator-induced behaviour of zooplankton: Depth selection behaviour and diel vertical migration. En: Tollrian, R. y D. Harvell (Eds.) *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 388 pp.
- De Stasio, B. T., Jr.** 1993. Diel vertical and horizontal migration by zooplankton: Population budgets and the diurnal deficit. *Bulletin of Marine Sciences*, 53 (1): 44-64.
- Dippolito, A.** 1988. Distribución vertical y temporal de rotíferos del embalse Cassaffouth (Córdoba, Arg.). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 19 (2): 155-166.
- Dodson, S.** 1990. Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 35 (5): 1195-1200.
- Dodson, S., R. Tollrian y W. Lampert.** 1997. *Daphnia* swimming behaviour during vertical migration. *Journal of Plankton Research*, 19: 969-978.
- Gabellone, N., L. C. Solari, M. C. Claps, M. McDonagh, M. Ardohain, M. H. Benítez y G. Ruiz.** 2000. Estado trófico de la Laguna de San Miguel del Monte (Pdo. San Miguel del Monte, Buenos Aires). *Diversidad y Ambiente*, 1: 29-35.
- Gilbert, J. J. y S. E. Hampton.** 2001. Diel vertical migrations of zooplankton in a shallow, fishless pond: A possible avoidance-response cascade induced by Notonectids. *Freshwater Biology*, 46 (5): 611-621.
- Grzegorz, G., P. Klimaszuk, N. Kuczyńska-Kippen.** 2006. Diel vertical distribution of zooplankton in Piaseczno Lake (Wdecki Landscape Park) - ii. Rotifera. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 35 (1): 141-157.
- Han, B. P. y M. Straškraba.** 2001. Control mechanisms of diel vertical migration. *Journal of Plankton Research*, 20 (8): 1463-1487.
- Hays, G. C.** 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503 (1-3): 163-170.
- Hays, G. C., H. Kennedy y B. W. Frost.** 2001. Individual variability in diel vertical migration of marine copepod: Why some individuals remain at depth when others migrate. *Limnology and Oceanography*, 46 (8): 2050-2054.
- José de Paggi, S. y J. C. Paggi.** 1995. Determinación de la abundancia y biomasa zooplanctónica. En: E. Lopretto y G. Tell (Dir.) *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. Tomo I. Ed. Sur, La Plata: 315-323.
- Lampert, W.** 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology*, 3: 21-27.
- Lampert, W.** 1993. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Archiv für Hydrobiologie Beihilfe/Ergebnisse der Limnologie*, 39: 79-88.
- Lampert, W., R. D. Schmidt y P. Muck.** 1988. Vertical migration of freshwater zooplankton: Test of some hypothesis predicting metabolic advantage. *Bulletin of Marine Sciences*, 43 (3): 620-640.
- Moreno, C. E.** 2001. Métodos de medición al nivel de especies. En: M&T-Manuales & Tesis SEA Métodos para medir la biodiversidad., Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México: 19-62.
- Neill, W. E.** 1992. Spatial and temporal scaling and the organization of limnetic communities: En: P. Giller, A. Hildreu y D. Raffaelli (Eds.) *Aquatic Ecology, scale, patterns and process*. Blackwell Science, London: 189-231.
- Pinel-Alloul, B., J. A. Downing, M. Perussé y G. Codin-Blumer.** 1988. Spatial heterogeneity in freshwater zooplankton: Variation with body size, depth and scale. *Ecology*, 69 (5): 1393-1400.
- Pozzobon, M. V. y G. Tell.** 1995. Estructura y dinámica de la comunidad perifítica sobre *Ricciocarpus natans* (Hepaticae) de la Laguna de Los Padres (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 30 (3-4): 199-208.
- Ramos-Jiliberto, R. y L. R. Zúñiga.** 2001. Patrones de selección de profundidad y migración vertical de *Daphnia ambigua* (Crustacea: Cladocera) en el lago El Plateado. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74 (3): 573-585.
- Ramos-Jiliberto, R., J. L. Carvajal, M. Carter y L. R. Zúñiga.** 2004. Diel vertical migration patterns of zooplankton populations in a Chilean lake. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 29-41.
- Richards, S. A., H. P. Possingham y J. Noye.** 1996. Diel vertical migration: Modelling light-mediated mechanisms. *Journal of Plankton Research*, 18 (12): 2199-2222.
- Ringelberg, J.** 1995. Changes in light intensity and diel vertical migration: A comparison of marine and freshwater environments. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 75: 15-25.
- Ringelberg, J. y B. J. G. Flik.** 1994. Increased phototaxis in the field leads to enhanced diel vertical migration. *Limnology and Oceanography*, 39 (8): 1855-1864.
- Ringuelet, R. A.** 1972. Ecología y biocenología del habitat lagunar o lago de tercer orden de la región neotrópica templada (Pampasia sudoriental). *Physis (B)*, 31 (82): 55-76.
- Ringuelet, R. A., A. Salibián, E. Claverie y S. Ilhero.** 1967. *Limnología química de las lagunas pam-pásicas (Provincia de Buenos Aires)*. *Physis (B)*, 27 (74): 201-221.
- Sekino, T. y M. Yamamura.** 1999. Diel vertical migration of zooplankton: Optimum migrating schedule based on energy accumulation. *Evolutionary Ecology*, 13: 267-282.
- Wetzel, R. G.** 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego, USA, 1006 pp.
- Williamson, C. E., R. W. Sanders, R. E. Moeller y P. L. Stutzman.** 1996. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: implications for diel vertical migration theory. *Limnology and Oceanography*, 41 (2): 224-233.
- Zar, J. H.** 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. New Jersey, 718 pp.
- Zaret, T.M. y J.S. Suffern.** 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography*, 21 (6): 804-813.